

LOS ESTUDIOS NEOTAFONÓMICOS, UNA HERRAMIENTA  
CLAVE PARA VALORAR EL PAPEL DEL LINCE IBÉRICO  
COMO AGENTE ACUMULADOR EN CONJUNTOS  
OSTEOARQUEOLÓGICOS DE CONEJO DE LA  
PENÍNSULA IBÉRICA

*Lluís Lloveras*

ABSTRACT

The Iberian lynx is one of the main predators of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in Iberian ecosystems and probably one of the most important taphonomic agents. Besides, rabbit bones are frequently very abundant on prehistoric sites from the Iberian Peninsula. For this reason, neotaphonomic studies focused on establishing the taphonomic signature of different predators are crucial to facilitate the confident discrimination of anthropic assemblages from those originated by other agents. Here, we make a review of the results obtained for both types of accumulations, scats and non-ingested, from neotaphonomic studies based on rabbit assemblages created by the Iberian lynx. The criteria here exposed are an essential tool to assess the role of Iberian lynxes in accumulating fossil rabbit remains on archaeological sites.

INTRODUCCIÓN

El consumo de pequeñas presas, y en concreto de conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), es un tema fundamental en la prehistoria de las regiones mediterráneas y en especial de la península ibérica. Las acumulaciones de restos de pequeñas presas en yacimientos arqueológicos del Paleolítico y Epipaleolítico de esta zona pueden ser muy abundantes, siendo normalmente el conejo la especie mejor representada entre los taxones de fauna (Aura et al., 2002; Hockett y Haws, 2002). Dada su gran abundancia, estos animales

podieron convertirse en una presa clave en la dieta de nuestros antepasados, que facilitaba la supervivencia y el incremento de la población en determinados momentos (Villaverde et al., 1996; Stiner et al., 1999, 2000; Hockett y Bicho, 2000; Hockett y Haws, 2002; Stiner y Munro, 2002). En los últimos años diversos estudios han demostrado que ya en el Paleolítico medio el conejo formaba parte de la dieta de cazadores-recolectores haciéndose su presencia progresivamente más importante a lo largo del Paleolítico superior y Epipaleolítico (Aura et al., 2002; Ibáñez y Saladié, 2004; Pérez Ripoll, 2004; Sanchis y Fernández, 2008; Lloveras et al., 2010, 2011, 2016; Blasco y Fernández, 2012; Cochard et al., 2012; Jones, 2012; Fa et al., 2013; entre otros).

Sin embargo, hay que tener en cuenta que los conejos juegan un papel muy importante en la cadena trófica de los ecosistemas de estas regiones, ya que son una presa fundamental para un gran número de especies, principalmente carnívoros terrestres, rapaces diurnas y nocturnas (Delibes y Hiraldo, 1981). Por otra parte, muchas de estas especies de depredadores utilizan regularmente cuevas y abrigos como madrigueras o zonas de nidificación, acumulando en estos espacios importantes cantidades de restos de su alimentación. Estos mismos lugares pueden ser ocupados también por grupos humanos y con el tiempo restos de las presas consumidas por unos y otros pueden pasar a formar parte de un yacimiento. Esto implica que las acumulaciones de restos de conejos arqueológicos pueden ser consecuencia del consumo antrópico pero también de las actividades de distintas especies de carnívoros terrestres y rapaces, así como de muertes naturales, dada la costumbre de estos animales de excavar madrigueras y túneles que pueden coincidir con el espacio ocupado por un conjunto arqueológico. De hecho, los estudios tafonómicos han demostrado que a menudo los restos arqueológicos de fauna analizados son palimpsestos originados a partir de la participación de distintos agentes (Hockett y Haws, 2002; Pérez Ripoll, 2004; Sanchis y Fernández, 2008; Lloveras et al., 2010, 2011; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013a).

La discriminación entre restos de conejos acumulados por rapaces diurnas y nocturnas, carnívoros terrestres y humanos es esencial para poder conocer el papel de cada uno de ellos como agente acumulador en conjuntos osteoarqueológicos de conejo y para comprender las estrategias de subsistencia de los grupos de cazadores-recolectores en el pasado. Para poder llevar a cabo dicha discriminación son imprescindibles los estudios de tipo tafonómico (o

neotafonómicos) que nos permitan detectar el patrón que caracteriza a cada depredador. Con esta intención, en las últimas décadas se han desarrollado un gran número de estudios a partir de conjuntos de restos de conejo actuales, que han permitido caracterizar distintos tipos de acumulaciones.

Los estudios neotafonómicos, en la península ibérica, se han centrado esencialmente en aquellas especies que de manera especializada, o casi, se alimentan fundamentalmente de conejo. Los depredadores estudiados hasta el momento incluyen: 1) rapaces nocturnas, como el búho real (*Bubo bubo*) (Guillem y Martínez Valle, 1991; Sanchis, 2000; Yravedra, 2004; Lloveras et al., 2009, 2012a); 2) rapaces diurnas como el águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) (Lloveras et al., 2008b), el águila perdicera (*Aquila fasciata*) (Lloveras et al., 2014a) y el alimoche (*Neophron percnopterus*) (Lloveras et al., 2014b; Sanchis et al., 2014); y 3) carnívoros terrestres como el zorro (*Vulpes vulpes*) (Sanchis, 2000; Cochard, 2004; Lloveras et al., 2012b), el gato montés (*Felis silvestris*) (Lloveras et al., 2016) y el lince ibérico (*Lynx pardinus*) (Lloveras et al., 2008a; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013b, 2015).

En este estudio, nos proponemos llevar a cabo una revisión de los resultados obtenidos en los trabajos neotafonómicos sobre lince ibérico y evaluar los criterios que pueden ser utilizados para discriminar los conjuntos de conejos que han sido acumulados por lince de los que son consecuencia de la actividad de otros agentes. Al mismo tiempo se valorarán los distintos tipos de acumulaciones que pueden generarse y la variabilidad intraespecífica que se puede presentar. Por último, compararemos los resultados obtenidos para el lince con los patrones de otros carnívoros para evaluar hasta qué punto es posible distinguir entre depredadores parecidos.

## EL LINCE IBÉRICO

Entre los carnívoros terrestres presentes en la península ibérica destaca especialmente el lince ibérico. Este depredador, por su comportamiento y ecología trófica puede generar importantes acumulaciones de restos de conejo.

### *Comportamiento y alimentación*

El lince es un felino de tamaño medio, unos 13 kg de media para los machos y unos 9 kg para las hembras (Beltrán y Delibes, 1993; Rodríguez, 2004). Se trata de un depredador especializado, con una alimentación basada casi ex-

clusivamente en el consumo de conejos de monte, con independencia de la localidad, el año o la estación. Los estudios realizados sobre la dieta del lince ibérico muestran que el conejo normalmente supone entre un 85 y el 100% de su dieta, el resto lo componen presas como pequeños mamíferos, pájaros, reptiles y pequeños ungulados, cuya frecuencia de aparición es normalmente inferior al 1%. (Delibes, 1980; Delibes e Hiraldo, 1981; Aldama y Delibes, 1991; Calzada y Palomares, 1996; Calzada, 2000). Aunque se considera que la mayoría de conejos cazados por el lince son individuos adultos, los juveniles pueden ser también depredados, especialmente en determinadas épocas del año, cuando son más abundantes. De hecho, en el estudio llevado a cabo por Lloveras et al. (2008a) el porcentaje de inmaduros era claramente superior al de adultos, hasta alcanzar más del 78%. Las presas secundarias (no conejos) aparecen sobre todo en otoño e invierno, cuando la disponibilidad de conejos a lo largo del ciclo anual tiende a ser mínima. En esta época los ungulados, por ejemplo, pueden llegar a adquirir cierta importancia en algunas áreas de Doñana, donde los gamos juveniles (*Dama dama*), que son localmente abundantes, pueden alcanzar hasta el 5-10% de la biomasa en la dieta del felino (Delibes, 1980; Beltrán et al., 1985).

En realidad no existe ninguna presa que pueda sustituir al conejo cuando éste se hace escaso. Por debajo de un umbral de abundancia de conejos, la población de lince responde numéricamente empezando a decrecer hasta la extinción. Existen evidencias de coevolución entre el lince ibérico y el conejo europeo, de forma que el lince ha adaptado su peso y necesidades energéticas para coincidir con la cantidad de conejos que el ecosistema mediterráneo puede proporcionar (Aldama et al., 1991). Se ha estimado que la cantidad de energía que necesita un lince para su actividad diaria se corresponde con la energía contenida en un conejo de campo de tamaño medio aunque las hembras con crías necesitan un mayor aporte diario que pasa a ser de 2 a 3 conejos por día (Aldama et al., 1991). Este grado de especialización tan elevado es una de las principales causas de la alarmante disminución de la especie. Se considera que el principal factor responsable de la actual situación de amenaza del lince ibérico se encuentra en el declive de las poblaciones de conejos en gran parte de la península ibérica durante los últimos 50 años (Delibes et al., 2000; Rodríguez y Delibes, 2002).

El lince ibérico, como consecuencia de su dependencia del conejo, es también un especialista de hábitat. Los lince se encuentran en áreas mon-

tanías entre 400 y 1300 m de altitud con formaciones vegetales mediterráneas no sometidas a usos intensivos (Rodríguez y Delibes, 1990). En Doñana, por ejemplo, dentro de las áreas de campeo de individuos residentes, el matorral mediterráneo es la formación vegetal más frecuente y la utilizada con mayor intensidad (Palomares et al., 2000). En el pasado, cuando su área de distribución cubría buena parte de la península ibérica, ocupó también ambientes más atlánticos. El registro fósil indica que el lince ha estado presente en el sur de Europa bajo la forma de *Lynx pardinus spelaeus* (Boule, 1910) desde la transición del Pleistoceno inferior al medio, donde, con el paso del tiempo, dará lugar al lince ibérico actual (Kurtén y Granqvist, 1987; Werdelin, 1981; Ghezzi et al., 2014). Durante el Pleistoceno superior tanto el lince ibérico como su principal presa, el conejo europeo, estuvieron ampliamente distribuidos por toda la península ibérica, incluso en la cornisa cantábrica (Altuna, 1972, 1994; López-Martínez, 2008). En esta época y hasta la Edad del Hierro el lince ibérico se encuentra también ocupando zonas del sur de Francia y norte de Italia. En estas regiones el lince ibérico y el lince eurasiático (*L. lynx*) coexistieron sin signos de hibridación (Rodríguez-Varela et al., 2015; Rodríguez-Varela, 2016).

El lince ibérico normalmente caza en solitario y cuando captura a su presa, la transporta a un lugar seguro para alimentarse sin ser molestado. La distancia de estos desplazamientos puede variar desde unos pocos metros hasta alrededor de un kilómetro (Delibes, 1980). En época de cría puede cazar también en pequeños grupos familiares formados por la hembra y las crías (Aldama y Delibes, 1991). Las hembras crían una vez al año y no todos los años, generalmente los partos tienen lugar en marzo tras aproximadamente dos meses de gestación. Normalmente nacen tres cachorros, aunque con frecuencia sólo uno o dos sobreviven hasta los 10 meses de edad, cuando puede dar comienzo la dispersión juvenil (Rodríguez, 2004). Además, durante el periodo de reproducción, puede ocupar abrigos y cuevas donde transporta sus presas para alimentar a las crías, donde produce importantes acumulaciones de restos de conejo.

#### *Los estudios neotafonómicos sobre lince*

Dadas las características alimenticias del lince ibérico arriba mencionadas, éste es sin duda uno de los principales depredadores capaces de acumular restos de conejo en yacimientos arqueológicos. Estas acumulaciones pueden

realizarse a partir de los restos consumidos pero no ingeridos, de los fragmentos esqueléticos ingeridos y contenidos en los excrementos, o a partir de ambos, creando conjuntos de origen mixto. Hasta el momento se han llevado a cabo tres trabajos actualistas para establecer el patrón tafonómico de los distintos tipos de acumulación. En estos tres estudios se han analizado un total de cuatro muestras: dos de acumulaciones de restos no ingeridos consumidos por lince aislados (Rodríguez-Hidalgo et al., 2013b), una de restos no ingeridos consumidos por una hembra y sus crías durante la época de reproducción (Rodríguez-Hidalgo et al., 2015), y una de restos procedentes de excrementos (Lloveras et al., 2008a). Los excrementos fueron recogidos en el Parque Natural de Doñana, mientras que los no ingeridos proceden de los centros de recuperación del lince ibérico de El Acebuche (Huelva), La Olivilla (Jaén) y Granadilla (Cáceres). El número total de restos estudiados fueron 1515 procedentes de excrementos, 9564 restos de alimentación no ingeridos de lince aislados y, 3312 restos de la hembra y sus crías.

Para establecer los patrones tafonómicos de los distintos conjuntos se analizaron las muestras de restos de conejos teniendo en cuenta diversas variables. Estas variables pueden agruparse en tres áreas de análisis: a) representación anatómica, b) fragmentación y c) alteraciones en la superficie ósea.

#### *a) Representación anatómica (figura 1)*

En la muestra de restos esqueléticos procedentes de excrementos (EX) se observa como todo el esqueleto se encuentra representado, sin embargo, los restos del cráneo son claramente más abundantes. Por el contrario, en las muestras de restos no ingeridos (NI), a pesar de estar también presentes, los restos craneales son más escasos. Aquí son especialmente abundantes los huesos de las patas traseras, sobre todos tibias y elementos del autopodio (metatarsos, calcáneo, astrágalo). Si comparamos los perfiles de abundancia relativa obtenidos para los distintos conjuntos (figura 1) podemos observar como de hecho, EX y NI son claramente complementarios. Los elementos esqueléticos más abundantes en EX acostumbran a ser los más escasos en NI y viceversa (picos y valles). Por otra parte, los perfiles de los tres conjuntos de NI nos indican que puede presentarse cierta variabilidad en la representación anatómica, especialmente reflejada en la presencia de restos del cráneo (más abundantes en Granadilla), algunos huesos largos y pelvis (más escasos en Olivilla).

Los resultados obtenidos para la abundancia relativa son corroborados por los índices de representación anatómica. Estos índices, que permiten evaluar si unas partes del esqueleto se hallan mejor representadas que otras (Andrews, 1990) muestran como en EX los restos craneales, del zigopodio y de las extremidades anteriores son más abundantes; mientras que en muestras de restos NI están mejor representados los elementos poscraneales, del autopodio y de las extremidades posteriores (cuadro 1).

*b) Fragmentación (figura 2)*

En cuanto al grado de fragmentación, como es de esperar, en EX los restos están altamente fragmentados mientras que en NI son mucho más completos. Esto se pone en evidencia principalmente en el porcentaje de restos completos que en excrementos es de un 43%, mientras que en NI oscila entre

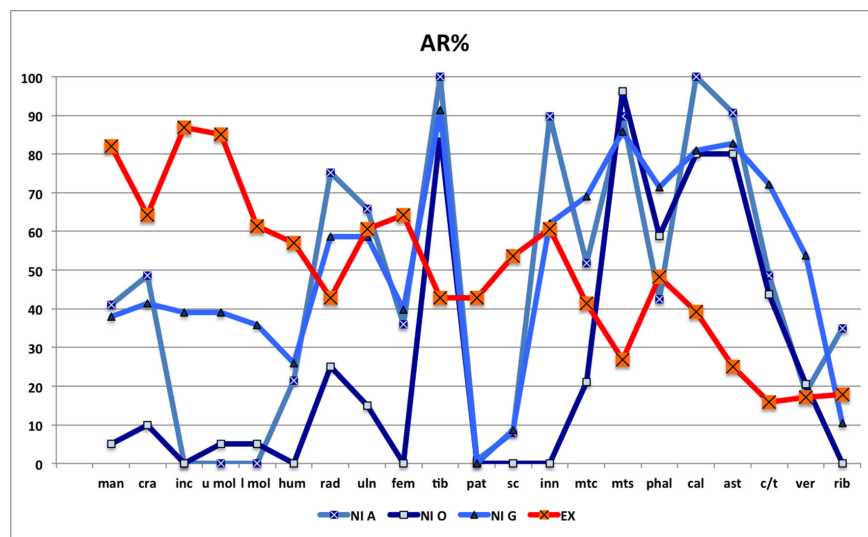


FIGURA 1. Valores de la abundancia relativa (AR%) indicando las tasas de supervivencia de los elementos anatómicos en distintos conjuntos de conejos consumidos por lince ibérico. Datos obtenidos de Lloveras et al. (2008a), Rodríguez-Hidalgo et al. (2013b) y Rodríguez-Hidalgo et al. (2015). Abreviaciones; EX: materiales procedentes de excrementos, NI: materiales no ingeridos, A: El Acebuche, O: La Olivilla, G: Granadilla, man: mandíbula, cra: cráneo, inc: incisivo, u mol: molar superior, l mol: molar inferior, hum: húmero, rad: radio, uln: ulna, fem: fémur, tib: tibia, pat: patella, sc: escápula, inn: pelvis, mtc: metacarpo, mts: metatarso, phal 1/2: falange 1/2, phal 3: falange 3, cal: calcáneo, ast: astrágalo, c/t: carpal/tarsal, ver: vértebra, rib: costilla.

Índices de proporción anatómica	NI			EX
	El Acebuche	La Olivilla	Granadilla	Doñana
PCRT / CR	565	963,7	849	43,1
PCRLB / CR	271,5	615,4	400	70
AUT/ZE	694,5	264	1264	67,6
Z / E	380,6	-	290,5	80,4
AN/PO	84,9	23,1	101,1	128,8

CUADRO 1. Proporciones de aparición de distintas partes esqueléticas en muestras de conejos procedentes de excrementos (EX) y de conjuntos no ingeridos (NI). PCRT/CR – número total de elementos poscraneales (elementos apendiculares, vértebras y costillas) comparados con el número total de elementos craneales (mandíbulas, maxilares y dientes); PCRLB/CR – huesos largos (húmero, radio, ulna, fémur y tibia) comparados con elementos craneales (mandíbulas y maxilares); AUT/ZE –elementos del autopodio (metápodos, carpales, tarsales y falanges) comparados con elementos del zigopodio y estilopodio (tibia, radio, ulna, húmero, fémur y patella); Z/E –elementos del zigopodio (tibia, radio y ulna) comparados con elementos del estilopodio (fémur y húmero); AN/PO –húmero, radio, ulna y metacarpianos comparados con fémur, tibia y metatarsianos. Datos obtenidos de Lloveras et al. (2008a), Rodríguez-Hidalgo et al. (2013b) y Rodríguez-Hidalgo et al. (2015).

un 72,8% y un 94%. En EX los restos recuperados siempre son de pequeñas dimensiones, un 80% presenta una longitud máxima inferior a 10 mm y el fragmento de mayores dimensiones recuperado es de 30 mm de longitud máxima. Únicamente los elementos de pequeñas dimensiones aparecen completos y los huesos largos están siempre fragmentados. En NI, en cambio, los restos recuperados pueden alcanzar una longitud máxima mucho mayor, 73 mm en Granadilla, y el porcentaje de restos inferiores a 10 mm acostumbra a ser mucho inferior que en EX, aunque este es un valor que puede variar en función de la presencia mayor o menor de elementos de pequeñas dimensiones en la muestra. En NI cualquier elemento esquelético puede aparecer completo, y en el caso de los huesos largos el porcentaje de completos puede alcanzar hasta un 55,5%, como en Granadilla, aunque también puede ser nulo, como en La Olivilla. De hecho, vemos pues como en conjuntos NI se puede observar cierta variabilidad en el número de restos completos recuperados en las distintas muestras, a pesar de ello el porcentaje medio se sitúa por encima del 72% en todos los casos.



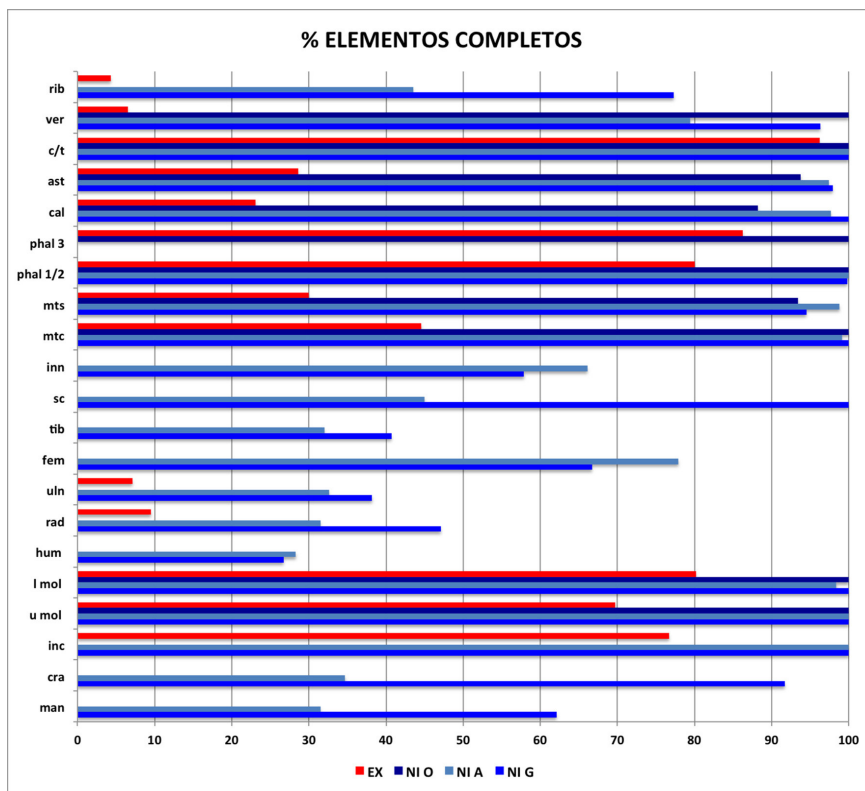


FIGURA 2. Porcentajes de restos completos en distintos conjuntos de conejos consumidos por lince ibérico. Datos obtenidos de Lloveras et al. (2008a), Rodríguez-Hidalgo et al. (2013b) y Rodríguez-Hidalgo et al. (2015). Para abreviaciones ver pie de figura 1.

### *c) Alteraciones en la superficie ósea (figura 3)*

En los restos procedentes de excrementos las alteraciones en la superficie ósea consisten básicamente en alteraciones ocasionadas por los jugos digestivos, en concreto, un 97,2% de los restos presentan evidencias de daños causados por la digestión. Estas alteraciones se manifiestan en forma de bordes redondeados, adelgazamiento de la cortical del hueso, porosidades y destrucción ósea en general, que puede llegar a dañar el fragmento esquelético de forma importante. La mayoría de los restos presentan un grado de digestión fuerte (41,1%), siendo también importante el porcentaje de restos con grado extremo (18,6%). En general, los distintos elementos esqueléti-

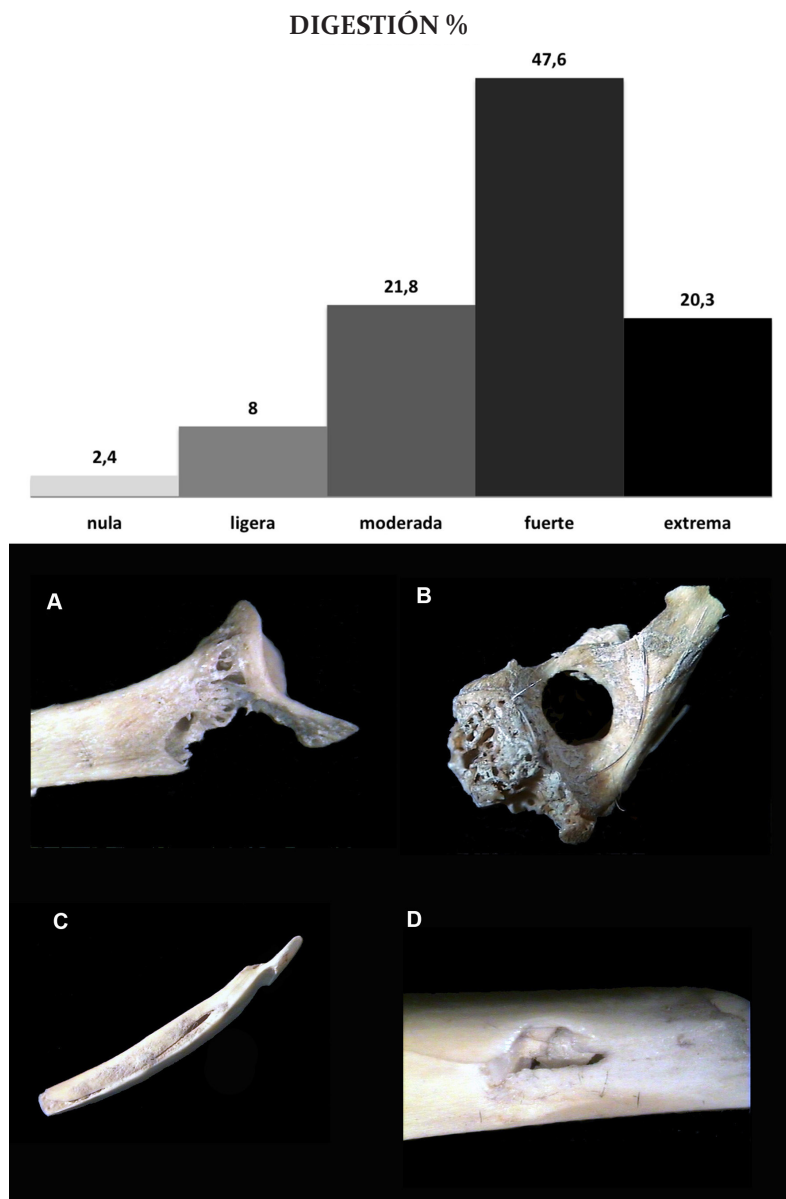


FIGURA 3. Imagen superior; porcentaje de restos esqueléticos de conejos incluidos en las distintas categorías de daños causados por digestión según Lloveras et al. (2008a). Imagen inferior; A, B y C: ejemplos de los daños causados por la digestión en fragmentos de escápula, húmero e incisivo inferior de conejo. D: ejemplo de marcas de dientes causadas por lince ibérico, perforación en diáfisis de húmero.

cos se ven afectados prácticamente por igual por la corrosión originada por digestión, también los dientes.

Por último, entre las alteraciones en la superficie ósea destacan también las marcas causadas con los dientes al consumir la presa. La presencia de marcas de dientes en restos digeridos es muy baja, sólo se observaron en un 0,3% de los restos y siempre en forma de perforaciones. Este porcentaje tan bajo es comprensible dado el elevado grado de destrucción que presentan los restos en la muestra de EX. En restos NI las marcas de dientes son más numerosas pero siguen siendo escasas, afectando a una media de un 1,4% de restos esqueléticos. En las muestras de NI se identificaron perforaciones y depresiones, que normalmente aparecen aisladas, y arrastres, que pueden presentarse aislados o en grupos de varias marcas paralelas. Normalmente las marcas de dientes aparecen asociadas a bordes fragmentados y muescas. Rodríguez-Hidalgo et al. (2015) destacan la presencia de un número de marcas de dientes ligeramente más elevado, sobre todo con más arrastres de pequeñas dimensiones causados por las crías en la muestra de Granadilla.

En resumen, el patrón del lince en conjuntos de restos procedentes de excrementos se caracteriza por:

- Una mayor presencia de restos del cráneo, elementos proximales y de las extremidades delanteras.
- Un bajo porcentaje de restos completos (inferior al 50%).
- Elevado porcentaje de restos inferiores a 10 mm.
- Prácticamente un 100% de restos digeridos, la mayoría en un grado fuerte.
- Muy escasa presencia de marcas de dientes.

El patrón obtenido en conjuntos de restos no ingeridos se caracteriza por:

- Una mayor presencia de restos poscraneales, elementos distales y de las extremidades posteriores. Especialmente abundantes tibias, metatarsos y otros elementos del autopodio.
- Un elevado porcentaje de elementos completos, que puede llegar a alcanzar un 94% de los restos.
- Elevado porcentaje de restos inferiores a 10 mm (por la presencia de elementos de pequeñas dimensiones), pero inferior al observado en restos digeridos.
- Un bajo porcentaje de restos con marcas de dientes, media de 1,4%.

Hay que tener en cuenta que las acumulaciones arqueológicas de conejo creadas por lince pueden ser de origen mixto, es decir, con presencia de restos no ingeridos y restos procedentes de excrementos. Lo habitual será que los restos NI dominen en la muestra ya que son más numerosos y más fáciles de preservar que los contenidos en excrementos, muy fragmentados y dañados por la digestión. En estos casos, el patrón tafonómico arriba expuesto se verá alterado en mayor o menor medida, en función del número de restos digeridos presentes en el conjunto, aumentando el número de restos craneales, los parámetros de fragmentación y los de digestión.

#### *Variabilidad intraespecífica*

Una de las cuestiones que hay que tener en cuenta al establecer el patrón tafonómico de cualquier depredador es la variabilidad que este patrón puede presentar. Como hemos visto, en conjuntos no ingeridos, aunque todas las muestras tienen dinámicas muy parecidas, la variabilidad intraespecífica se hace evidente sobre todo en los parámetros de representación anatómica y fragmentación. Algunos elementos, como las tibias, metatarsos, calcáneos o astrágalos son siempre muy abundantes (lo que indica que las patas traseras raramente son ingeridas), mientras que otros, como la escápula, son siempre muy escasos. Sin embargo, en otros casos, como otros huesos largos, cráneo o pelvis, se observa más variabilidad. Las diferencias en la representación anatómica están relacionadas con la ingestión de una mayor o menor parte de la carcasa del conejo, y en menor medida, con el consumo de distintas partes del mismo.

Algo parecido ocurre con la variabilidad registrada en la fragmentación. Ésta se detecta especialmente en determinados elementos esqueléticos, como el cráneo, la mandíbula, la escápula y algunos huesos largos. Mientras que el resto de elementos esqueléticos presentan valores más homogéneos, normalmente con un muy elevado porcentaje de restos completos.

La variabilidad puede estar relacionada con distintos factores, como el tamaño (edad) de la presa y del depredador, el número de lince involucrados (solitarios o cubiles) o el apetito del depredador. En los estudios realizados, los conejos de la muestra de La Olivilla eran más jóvenes que los del Acebuche y Granadilla, esto podría sin duda haber contribuido a crear las diferencias observadas entre las muestras. Los mismos factores pueden influir también en pequeñas variaciones en las alteraciones producidas por los dientes en las superficies del hueso. Por ejemplo, como hemos mencionado, Rodríguez-Hidalgo

et al. (2015) en Granadilla detectan un ligero aumento en el número de marcas de dientes, sobre todo depresiones y arrastres de pequeñas dimensiones, consecuencia de la actividad de los cachorros sobre las carcasas de conejos.

A pesar de la variabilidad, hay que tener en cuenta que los distintos conjuntos analizados muestran las mismas tendencias en los parámetros analizados, comentadas en el apartado anterior. En todos los casos se mantienen las características generales arriba mencionadas, que de hecho permitirán identificar al lince ibérico como depredador, a pesar de las pequeñas variaciones que la variabilidad puede introducir en cada variable estudiada.

#### *El lince versus otros carnívoros terrestres*

Distinguir entre patrones tafonómicos de distintos depredadores puede ser una tarea compleja. Esto es especialmente evidente en el caso de depredadores de dimensiones y comportamientos alimenticios próximos. En el caso del lince y de la península ibérica, el zorro y el gato montés son los dos carnívoros capaces de crear importantes conjuntos de restos de conejos de características más parecidas a los originados por lince. Ambos carnívoros, zorro y gato montés, han sido caracterizados tafonómicamente en dos estudios llevados a cabo utilizando la misma metodología que para el lince (Lloveras et al., 2012b; 2016), lo cual facilita las comparaciones (cuadro 2).

En lo referente a conjuntos NI, los perfiles de abundancia relativa de los tres depredadores muestran como a pesar de las semejanzas que existen, sobre todo entre zorro y lince, se pueden establecer algunas diferencias (figura 4). El zorro es el carnívoro que ingiere una mayor parte de las carcasas del conejo y el gato montés el que menos: el lince se sitúa en un término intermedio. Las principales diferencias se encuentran en los valores obtenidos para los restos del cráneo, muy elevados en gato montés, muy escasos en zorro y un término medio en lince. Esta tendencia también se observa con algunos huesos largos como el fémur y con la pelvis.

En cuanto a la fragmentación, los porcentajes de restos completos son muy parecidos en los tres carnívoros (cuadro 2). En general, la fragmentación es menor en gato montés que en zorro, y probablemente también menor que en lince, aunque la variabilidad observada en este último depredador hace que algunos valores se solapen y no pueda distinguirse claramente de los demás. Lo mismo ocurre con el porcentaje de restos inferiores a 10 mm, los valores son muy próximos para poder establecer un criterio fidedigno. Por



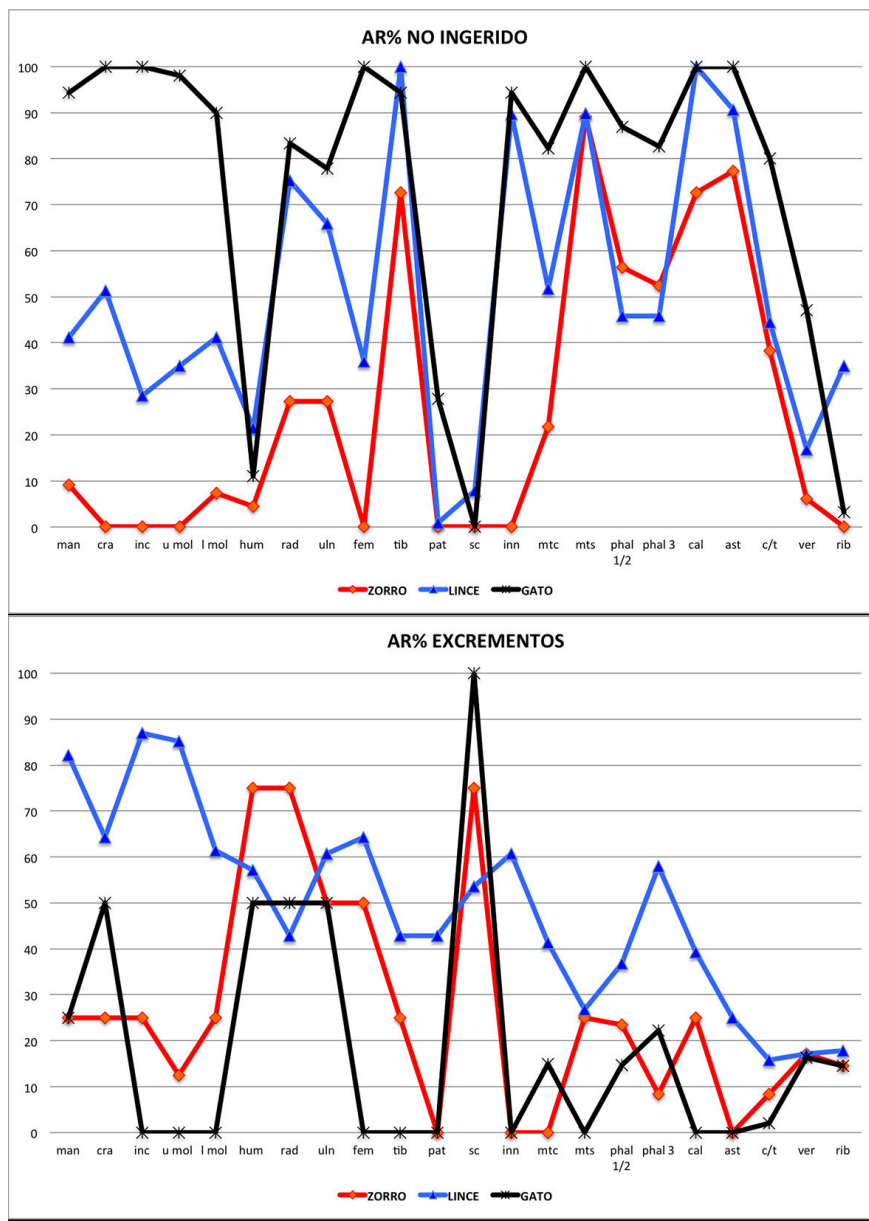


FIGURA 4. Comparaciones de la abundancia relativa de las diferentes partes esqueléticas en conjuntos de conejos no ingeridos y procedentes de excrementos, consumidos por lince ibérico, zorro y gato montés. Datos obtenidos de Lloveras et al. (2008a, 2012b, 2016). Para abreviaciones ver pie de figura 1.

último, el número de restos con marcas de dientes es claramente superior en conjuntos creados por zorros con relación a los otros dos carnívoros, siendo muy parecido en gato montés y lince.

En conjuntos procedentes de excrementos, la abundancia relativa muestra como a diferencia de lo observado en NI, los restos del cráneo y en general los de la mayor parte del esqueleto (especialmente pelvis y huesos apendiculares), son más abundantes en acumulaciones de lince, con una clara excepción, la escápula, que está mucho mejor representada en zorro y especialmente en gato montés (figura 4). En cuanto a la fragmentación de los restos, el lince es el que presenta valores más elevados de restos completos, claramente superiores a los registrados para los otros carnívoros (cuadro 2). El porcentaje de restos inferiores a 10 mm es poco conclusivo ya que en lince se acerca bastante a los valores obtenidos para gato montés, siendo ésta una variable que depende mucho del número de restos de pequeñas dimensiones presentes en la muestra y por lo tanto también muy relacionada con la edad de las presas. El porcentaje de restos digeridos es prácticamente el mismo para todos los depredadores, cercano al 100%. Sin embargo, el lince es el que presenta un menor número de restos digeridos en grado extremo, el gato montés, el que más. Finalmente, en restos ingeridos el número de marcas de dientes es prácticamente inexistente en lince y gato montés, únicamente en el caso del zorro son relevantes.

## CONCLUSIONES

A partir de los estudios neotafonómicos llevados a cabo con conjuntos de conejos consumidos por lince ibérico, se han caracterizado las acumulaciones de restos no ingeridos y procedentes de excrementos creadas por este depredador. Hay que tener en cuenta que las acumulaciones arqueológicas de conejo creadas por lince es probable que sean de origen mixto, es decir, con presencia de restos no ingeridos y restos procedentes de excrementos. En este caso el patrón tafonómico se verá alterado en función del número de restos de cada tipo presentes en el conjunto.

Los distintos análisis realizados en muestras de restos NI han permitido evaluar también la variabilidad intraespecífica que puede darse en estos conjuntos. La variabilidad parece ser consecuencia principalmente del tamaño (edad) de las presas y de los depredadores, aunque otros factores también pueden influir. La variabilidad afecta primordialmente los valores de la re-



presentación anatómica y de la fragmentación de las muestras. A pesar de ello los resultados muestran una misma tendencia en el perfil tafonómico obtenido para este depredador en todas las muestras, esta es: una representación anatómica dominada por la presencia de restos de tibia y de elementos esqueléticos del autopodio, una fragmentación moderada con elevados porcentajes de restos completos y una escasa presencia de marcas de dientes.

Los resultados muestran que, a pesar de las semejanzas observadas en los patrones tafonómicos de distintos tipos de carnívoros terrestres (lince, zorro y gato montés), es posible distinguir algunas diferencias que permitirán establecer cual es el agente responsable de una acumulación arqueológica de restos de conejo. Es importante tener en cuenta que estas diferencias solo se pueden establecer a partir del análisis de todo el conjunto de variables establecidas en los estudios llevados a cabo, ya que es muy arriesgado llegar a conclusiones a partir de un único parámetro.

La aplicación de los modelos referenciales obtenidos en estos estudios neotafonómicos es clave para discriminar la intervención de homínidos, linces y otros carnívoros en conjuntos arqueológicos de restos de conejos.

#### AGRADECIMIENTOS

Muy agradecido a los coordinadores por la invitación a participar en las III Jornades d'Arqueozoologia del Museu de Prehistòria de València. Este trabajo se ha llevado a cabo gracias a la ayuda de los proyectos SGR2014-108 de la Generalitat de Catalunya, HAR-26193 del Ministerio de Ciencia e Innovación y del contrato posdoctoral BP-Boo140-2014 del Departament d'Universitats, Recerca i Societat de la Informació de la Generalitat de Catalunya y del programa COFUND (Marie Curie Actions).

#### BIBLIOGRAFÍA

- Aldama, J. J., Delibes, M. (1991): Observation of feeding groups in the Spanish Lynx (*Felis pardina*) in the Doñana National Park, SW Spain. *Mammalia* 55, 143-147.
- Aldama, J. J., Beltrán, J. F., Delibes, M. (1991). Energy expenditure and prey requirements of a free-ranging Iberian lynx in Southwestern Spain. *The Journal of Wildlife Management* 55, 635-641.
- Altuna, J. (1972): *Fauna de Mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa*. Munibe 24.
- Altuna, J. (1994): Los macromamíferos durante el Solutrense de la Península Ibérica. *Férvedes* 1, 47-55.

- Andrews, P. (1990): *Owls, Caves and Fossils*. The Natural History Museum of London, London.
- Aura, J. E., Villaverde, V., Pérez, M., Martínez, R., Guillem, P. M. (2002): Big game and small prey: Paleolithic and Epipaleolithic economy from Valencia (Spain). *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 215-267.
- Beltrán, J. F., Delibes, M. (1993): Physical characteristics of Iberian lynxes (*Lynx pardinus*) from Doñana, southwestern Spain. *Journal of Mammalogy* 74, 852-862.
- Beltrán, J. F., San José, C., Delibes, M., Braza, F. (1985): An analysis of the Iberian lynx predation upon fallow deer in the coto Doñana, SW Spain. *Proceedings of the XVIIth Congress of International Union of Game Biologists*, 961-967.
- Blasco R, Fernández Peris J. (2012): A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International* 252: 16-31.
- Boule, M. (1910): Géologie et paléontologie (suite). Monaco. En L. de Villeneuve, M. Boule, R. Verneau y E. Cartailhac (Eds.), *Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé)*, vol. 1, 157-236.
- Calzada, J. (2000): *Impacto de predación y selección de presa del Lince Ibérico y el zorro sobre el conejo*. Tesis de Doctorado, Universidad de León.
- Calzada, J., Palomares, F. (1996): Frecuencia de aparición de diferentes restos de conejo en excrementos de lince y zorro. *Doñana Acta Vertebrata* 23, 243-252.
- Cochard, D. (2004): Etude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle: apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. *Rev. Paléobiol.* 23, 659-673.
- Cochard, D., Brugal, J. P., Morin, E., Meignen, L. (2012): Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quaternary International* 264, 32-51.
- Delibes, M. (1980): El lince ibérico: ecología y comportamiento alimenticio en el Coto de Doñana, Huelva. *Doñana Acta Vertebrata* 7, 1-128.
- Delibes, M., Hiraldo, F. (1981): The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. En K. Myers y C. D. MacInnes (eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference. University of Guelph, Guelph*, 614-622.
- Delibes, M., Rodríguez, A., Ferreras, P. (2000): *Action Plan for the Conservation of the Iberian Lynx (Lynx pardinus) in Europe*. Council of Europe Publishing, Strasbourg.
- Fa, J. E., Stewart, J. R., Lloveras, L., Vargas, J. M. (2013): Rabbits and hominin survival in Iberia. *Journal of Human Evolution* 64, 233-241.
- Ghezzi, E., Boscaini, A., Madurell-Malapeira, J., Rook, L. (2014): Lynx remains from the Pleistocene of Valdemino cave (Savona, Northwestern Italy), and the oldest occurrence of *Lynx spelaeus* (Carnivora, Felidae). *Rendiconti Lincei*, 1-9.

- Guillem, P., Martínez-Valle, R. (1991): Estudio de la alimentación de las rapaces nocturnas aplicado a la interpretación del registro faunístico arqueológico. *Saguntum-PLAV* 24, 23-34.
- Hockett, B. S., Bicho, N. (2000): The rabbits of Picareiro Cave: small mammal hunting during the Late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science* 27, 715-723.
- Hockett B. S., Haws J. A. (2002): Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 269-302.
- Ibáñez, N., Saladié, P. (2004): Acquisition anthropique d'*Oryctolagus cuniculus* dans le site du Molí del Salt (Catalogne, Espagne). En J. P. Brugal y J. Desse (eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du Complément Alimentaire aux Ressources Utilitaires*. Editions APDCA, Antibes, 255-260.
- Jones, E. L. (2012): Upper Paleolithic rabbit exploitation and landscape patchiness: the Dordogne vs. Mediterranean Spain. *Quaternary International* 264, 52-60.
- Kurtén, B., Granqvist, E. (1987): Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France. *Annales Zoologici Fennici* 24, 39-43.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2008a): Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science* 35, 1-13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2008b): Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperia Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91-100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2009): The Eagle Owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator. Taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577-590.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Maroto, J., Soler, J., Soler, N. (2010): The application of actualistic studies to assess the taphonomic origin of Mousterian rabbit accumulations from Arbreda Cave (North-East Iberia). *Archaeofauna* 19, 99-119.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Zilhão, J. (2011): Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirão (Tomar, Portugal). *Journal of Archaeological Science* 38, 2434-2449.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2012a): Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: the importance of age of prey. *Journal of Archaeological Science* 39, 3754-3764.

- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2012b): Feeding the foxes: an experimental study to asses their taphonomic signature on leporid remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577-590.
- Lloveras, L., Thomas, R., Lourenço, R., Caro, J., Dias, A. (2014a): Understanding the taphonomic signature of Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*). *Journal of Archaeological Science* 49, 455-471.
- Lloveras, L., Nadal, J., Moreno-García, M., Thomas, R., Anglada, J., Baucells, J., Martorell, C., Vilasis, D. (2014b): The role of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator in cliff rock shelters: an analysis of modern bone nest assemblages from North-eastern Iberia. *Journal of Archaeological Science* 44, 76-90.
- Lloveras, L., Maroto, J., Soler, J., Thomas, R., Moreno-García, M., Nadal, J., Soler, N. (2016): The role of small prey in human subsistence strategies from Early Upper Palaeolithic sites in Iberia: the rabbits from the Evolved Aurignacian level of Arbreca Cave. *Journal of Quaternary Science* DOI: 10.1002/jqs.2869.
- López-Martínez, N. (2008). The lagomorph fossil record and the origin of the European rabbit. En P. C. Alves, N. Ferrand y K. Hackländer (eds), *Lagomorph biology Evolution, ecology and conservation*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, 27-46.
- Palomares, F., Delibes, M., Ferreras, P., Fedriani, J. M., Calzada, J., Revilla, E. (2000): Iberian lynx in a fragmented landscape: pre-dispersal, dispersal and post-dispersal habitats. *Conservation Biology* 14, 809-818.
- Pérez-Ripoll, M. (2004): La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de Valencia (Espagne) et l'étude des niveaux gravettiens de la Cova de les Cendres (Alicante). En J. P. Brugal y J. Desse (eds.), *Actes des XXIV Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*. Éditions APDCA, Sophia Antipolis, 191-206.
- Rodríguez, A. (2004): Lince ibérico - *Lynx pardinus*. En Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Rodríguez, A., Delibes, M. (1990): *El lince ibérico (Lynx pardinus) en España. Distribución y problemas de conservación*. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Rodríguez, A., Delibes, M. (2002): Internal structure and patterns of contraction in the geographic range of the Iberian lynx. *Ecography* 25, 314-328.
- Rodríguez-Hidalgo, A. J., Saladié, P., Canals, A. (2013a): Following the white rabbit: a case of a small game procurement site in the Upper Palaeolithic (Sala de las Chimeneas, Maltravieso Cave, Spain). *International Journal of Osteoarchaeology* 23, 34-54.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, L., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J. (2013b): Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested

- rabbit remains produced by Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Archaeological Science* 40, 3031-3045.
- Rodríguez-Varela, R., Tagliacozzo, A., Ureña, I., García, N., Cregut-Bonnoure, E., Mannino, M., Arsuaga, J. L., Valdiosera, C. (2015): Ancient DNA evidence of Iberian lynx palaeoendemism. *Quaternary Science Reviews* 112, 172-180.
- Rodríguez-Varela, R. (2016): *Variaciones en la distribución y la estructura genética de los linces paleárticos y el topillo de Cabrera desde el Pleistoceno Superior*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Sanchis, A. (2000): Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización de registro faunístico arqueológico. *Saguntum-PLAV* 32, 31-50.
- Sanchis, A., Fernández, J. (2008): Procesado y consumo antrópico de conejo en la Cova del Bolomor (Tavernes de la Valldigna, Valencia). El nivel XVIIc (ca 350 ka). *Complutum* 19, 25-46.
- Sanchis, A., Real, C., Morales, J. V., Pérez, M., Tormo, C., Carrión, Y., Pérez, G., Ribera, A., Bolufer, J. I., Villaverde, V. (2014): Towards the identification of a new taphonomic agent: An analysis of bone accumulations obtained from modern Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) nests. *Quaternary International* 330, 136-149.
- Stiner, M. C., Munro, N. D. (2002): Approaches to prehistoric diet breadth, demography, and prey ranking systems in time and space. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 181-214.
- Stiner, M. C., Munro, N. D., Surrowell, T. A., Tchernov, E., Bar-Yosef, O. (1999): Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science* 283, 190-194.
- Stiner, M. C., Munro, N. D., Surrowell, T. A. (2000): The tortoise and the hare: small game use, the broad-spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Current Anthropology* 41, 39-73.
- Villaverde, V., Martínez Valle, R., Guillem, P., Fumanal, M. P. (1996): Mobility and the role of small game in the middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean: a comparison of Cova Negra with other Paleolithic deposits. En E. Carbonell y M. Vaquero (eds), *The Last Neandertals, the First Anatomically Modern Human: a Tale About Human Diversity, Cultural Change and Human Evolution, the Crisis at 40 ka BP*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 267-288.
- Werdelin, L. (1981): The evolution of lynxes. *Annales Zoologici Fennici* 18: 37-71.
- Yravedra, J. (2004): Implications taphonomiques des modifications osseuses faites par les vrais hiboux (*Bubo bubo*) sur les lagomorphes. En J. P. Brugal y J. Desse (dirs.), *Petits animaux et sociétés humaines. XXIVe Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*, Antibes, 321-324.